

УДК 576.89

ПАРАЗИТАРНАЯ ЕМКОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ХОЗЯИНА

© Е. В. Козминский

В статье рассмотрена проблема оценки допустимой паразитарной нагрузки на популяцию хозяина (ее паразитарной емкости). В качестве эталона предложено использовать наибольшую экстенсивность инвазии, при которой вероятность снижения численности популяции хозяина за определенный промежуток времени не превышает вероятности ее увеличения или сохранения. Предложен метод оценки паразитарной емкости, учитывающий особенности конкретной популяции хозяина.

При проведении паразитологических исследований часто требуется оценить паразитарную нагрузку на различные популяции животных. Для этой цели используются эмпирические значения экстенсивности инвазии, однако сам этот показатель для оценки паразитарной нагрузки на популяцию недостаточен. Например, одна и та же величина зараженности может быть незначительной по отношению к популяции с высоким репродуктивным потенциалом и чрезмерной — для популяции с низким репродуктивным потенциалом. Поэтому необходима разработка показателей паразитарной нагрузки, учитывающих особенности конкретной популяции хозяина. Мы исходили из того, что подобный показатель должен удовлетворять таким требованиям, как объективность (независимость от точки зрения конкретного исследователя), интерпретируемость (однозначность толкования и наличие биологического смысла) и простота в использовании (в частности, возможность применения характеристик, легко поддающихся оценке).

При оценке воздействия паразитов на хозяина на организменном уровне обычно анализируют те или иные показатели индивидуальной жизнеспособности: продолжительность жизни, устойчивость к экстремальным воздействиям и т. п. Естественным развитием подобного подхода для системного уровня будет использование показателей жизнеспособности групп, а именно вероятности изменения численности популяции хозяина. В этой связи важно отметить, что оценки, полученные путем обычных алгебраических вычислений, не подходят, так как устанавливают однозначное соответствие между исходной и конечной численностью популяции, в то время как изменение численности популяции является вероятностным процессом. Например, при исходной численности популяции $n(0) = 10$ особей и плодовитости K , равной 2, численность популяции через одну генерацию $n(1)$ должна составить 30 особей ($10 + 10 \times 2$). На практике, однако, могут выжить всего одна или две особи, причем вероятность этих событий будет различна.

Очевидно, должны существовать критические значения экстенсивности инвазии, при превышении которых снижение численности популяции хозяина становится неизбежным. Поэтому искомым показателем допустимой паразитарной нагрузки может служить наибольшая экстенсивность инвазии, при которой вероятность снижения численности популяции хозяина за заданный промежуток времени не превышает вероятности ее увеличения или сохранения. Это, критическое, значение экстенсивности инвазии можно обозначить как «паразитарную емкость популяции». Реальная

степень паразитарной нагрузки на популяцию хозяина должна оцениваться по отношению к ее паразитарной емкости.

Дадим строгое определение.

Паразитарная емкость популяции хозяина — это наибольшая возможная экстенсивность инвазии, при которой при количестве генераций T , стремящемся к бесконечности, найдется хотя бы одна исходная численность $n_i(0)$, для которой справедливо соотношение: $P[n_j(T) < n_i(0) | n_i(0)] < 0.5$ (i — меняется от 1 до N_{\max} , где N_{\max} — максимальная возможная численность популяции).

Или, выражаясь менее строго, паразитарная емкость популяции хозяина — это наибольшая экстенсивность инвазии, при которой хотя бы для одной исходной численности популяции вероятность снижения численности меньше вероятности ее увеличения или сохранения.

Очевидно, для определения паразитарной емкости необходимо оценить вероятность изменения численности популяции хозяина. Классические методы, применяющиеся, например, при оценке вероятности вымирания популяции, в этом случае непригодны, так как требуют значения удельных скоростей роста популяции и их дисперсий для всех возможных численностей популяции (Feller, 1939; Goodman, 1987; Leigh, 1981, и др.). Необходимость введения в модель популяционных показателей, отражающих особенности конкретной популяции хозяина, еще больше усложняет ситуацию. Следовательно, необходима разработка методов оценки вероятности изменения численности популяции, основанных на использовании легкодоступных популяционных показателей — плодовитости, соотношения полов, экстенсивности инвазии и т. п.

В настоящей статье мы рассматриваем один из возможных подходов к оценке паразитарной емкости популяции хозяина, его достоинства и недостатки, а также некоторые перспективы использования вероятностного подхода при изучении паразитарных систем.

МЕТОД ОЦЕНКИ ПАРАЗИТАРНОЙ ЕМКОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Изменение численности популяции можно рассматривать как марковский процесс, так как: 1) популяция в любой момент времени может находиться только в одном из N_{\max} возможных состояний E_i , число которых конечно (наличие «потолка» численности популяций» обусловлено, в общем случае, ограничением количества доступных ресурсов; его изменениями можно в первом приближении пренебречь); 2) вероятность достижения определенной численности через $t + 1$ генерацию зависит только от состояния популяции в момент времени t и не зависит от того, как оно было достигнуто.

В этом случае вероятности всевозможных переходов из состояния $E_i(t)$ в состояние $E_j(t + 1)$ за единичный промежуток времени описываются матрицей перехода марковского процесса (π) размерности $N_{\max} \times N_{\max}$, где значение, располагающееся на пересечении i -й строки и j -го столбца, равно вероятности перехода из состояния $E_i(t)$ в состояние $E_j(t + 1)$. Вероятности перехода за T генераций можно получить, возведя матрицу перехода π в степень T (Гнеденко, 1965).

Таким образом, вычисление паразитарной емкости популяции сводится к построению матрицы перехода за единичный промежуток времени. На этом этапе можно учесть особенности конкретной популяции хозяина и влияние зараженности на ее репродуктивный потенциал.

Для определенности будем считать, что экстенсивность инвазии (ЭИ), соотношение полов и плодовитости хозяина K постоянны, равно как и вероятности выживания родителей (Q_1) и потомков (Q_2). За исходное и конечное состояния системы примем общую численность популяции, включая зараженных особей. Для определенности положим, что зараженные особи не участвуют в размножении и погибают к началу следующей генерации.

Очевидно, каждому исходному состоянию популяции $E_i(t)$ соответствует набор возможных конечных численностей $E_j(t+1)$. Этому набору в свою очередь соответствует уникальный набор вероятностей перехода, которые можно аппроксимировать биномиальным распределением. Теоретически популяция может перейти в любое из состояний $E_j(t+1)$, однако некоторые из них будут иметь нулевые или очень низкие вероятности перехода. Очевидно, что чем выше зараженность, тем ниже эффективная численность и тем ниже ожидаемая окончательная численность популяции. При этом набор возможных состояний системы $E_j(t+1)$ будет смещаться в сторону меньших численностей.

Рассмотрим алгоритм расчета вероятности перехода из исходного состояния $E_i(t)$ в состояние $E_j(t+1)$ за единицу времени более подробно.

Возможное количество выживших через одну генерацию родителей (N_1) может меняться в диапазоне от 0 до $(1 - \mathcal{E}I) \times n_i(t)$. Соответствующие вероятности $P(N_1)$ описываются биномиальным распределением:

$$P(N_1) = {}^N C_{(1 - \mathcal{E}I) \cdot n_i(t)} \cdot Q_1^{N_1} \cdot (1 - Q_1)^{(1 - \mathcal{E}I) \cdot n_i(t) - N_1},$$

где C — биномиальный коэффициент, $n_i(t)$ — исходная численность популяции, включая самцов и инфицированных особей хозяина, $\mathcal{E}I$ — экстенсивность инвазии, Q_1 — вероятность выживания родителей.

Наибольшую возможную численность родившихся потомков ($N_{2\max}$) можно определить по формуле:

$$N_{2\max} = K \cdot (1 - \mathcal{E}I) \cdot P_{\text{самок}} \cdot n_i(t),$$

где $n_i(t)$ — исходная численность популяции, включая самцов и инфицированных особей хозяина, $P_{\text{самок}}$ — доля самок в популяции хозяина, $\mathcal{E}I$ — экстенсивность инвазии, K — количество потомков, рожденных одной самкой.¹

Возможная численность потомков через одну генерацию N_2 изменяется, соответственно, в пределах от 0 до $N_{2\max}$. Вероятности $P(N_2)$ определяются по формуле:

$$P(N_2) = {}^{N_2} C_{N_{2\max}} \cdot Q_2^{N_2} \cdot (1 - Q_2)^{N_{2\max} - N_2},$$

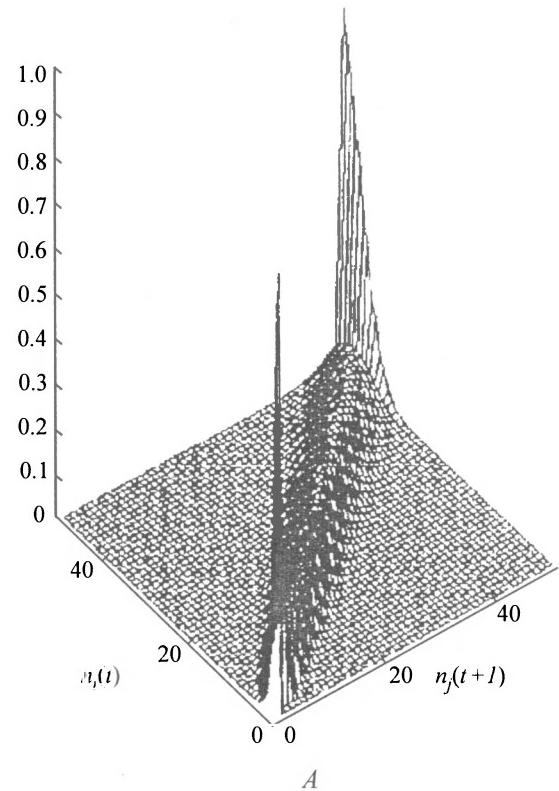
где C — биномиальный коэффициент, $N_{2\max}$ — наибольшая возможная численность родившихся потомков, Q_2 — вероятность выживания потомков.

Окончательные возможные численности популяции через одну генерацию $n_j(t+1)$ представлены всевозможными суммами N_1 и N_2 , соответствующие им вероятности определяются как произведение $P(N_1) \times P(N_2)$. В тех случаях, когда имеется несколько одинаковых сумм, их вероятности складываются. Вероятности всех $n_j(t+1) \geq N_{\max}$ также суммируются, что соответствует увеличению смертности при превышении емкости местообитания.

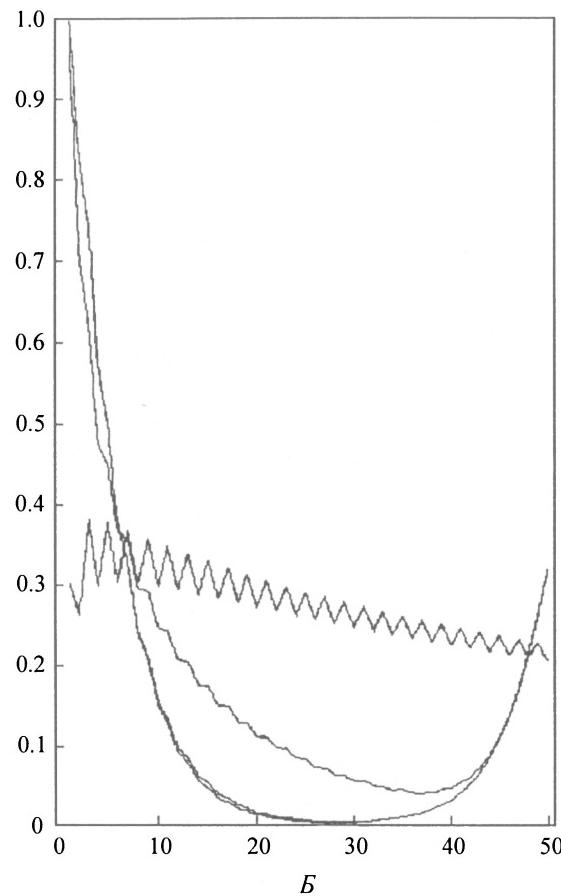
При построении матрицы перехода за одну генерацию (π) описанную процедуру необходимо повторить для всех возможных исходных численностей популяции. Матрицу перехода за T генераций можно, как уже упоминалось, получить возводя матрицу π в степень T . Итоговая матрица (π^T) будет содержать все возможные вероятности переходов популяции из определенного начального в конечные состояния. При этом автоматически учитывается, что попасть из исходного в одно и то же конечное состояние система может различными путями.

Общий вид матрицы перехода показан на рис. 1, А. По радиусу, выходящему из начала координат, располагается зона наибольшей вероятности. Она соответствует численностям популяции, переход в которые наиболее вероятен. В стационарном

¹ Для определенности примем, что каждая размножающаяся самка рождает ровно K потомков.



A



B

Рис. 1. Общий вид матрицы перехода (*A*) и графиков вероятности снижения численности популяции (*B*).

A: по осям абсцисс — исходная численность популяции, по осям ординат — численность популяции через одну генерацию, по осям аппликат — вероятность определенной численности популяции через одну генерацию. *B*: по осям абсцисс — исходная численность популяции, по осям ординат — вероятность снижения численности популяции через T генераций.

Fig. 1. Matrix of transition *A*) and plots of the probability of population size decrease (*B*).

состоянии эта зона расположена строго по диагонали матрицы перехода.² Ее ширина увеличивается при более высокой численности популяции, что отражает увеличение спектра возможных конечных состояний. Правее зоны наибольшей вероятности располагаются вероятности увеличения численности популяции, левее — ее снижения. При очень низкой или очень высокой исходной численности популяции наблюдается резкое увеличение вероятности. В первом случае это означает, что риск вымирания популяции с низкой численностью очень велик; во втором — это естественное следствие наличия потолка численности популяции.

Матрица перехода π^T наглядно отражает весь спектр возможных событий, связанных с изменением численности популяции, и информативна сама по себе. На практике, однако, удобнее анализировать графики функции вероятности снижения численности популяции, значения которой можно получить, просуммировав вероятности в пределах строк матрицы перехода от 0 до $n_i - 1$ (через n_i обозначена численность популяции, соответствующая конкретной строке матрицы). Пример такого графика представлен на рис. 1, Б. Каждая линия соответствует вероятностям снижения численности популяции с потолком численности 50 особей через определенное количество генераций (1, 10, 50 и 100). Последние две линии практически совпадают, что указывает на постепенную стабилизацию вероятности снижения численности популяции.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННОГО АНАЛИЗА

В настоящем разделе рассмотрено использование предложенного нами алгоритма определения паразитарной емкости популяции применительно к гипотетической популяции с потолком численности 50 особей, соотношением полов 1 : 1, вероятностью выживания родителей и потомков, равной 0.7 и 0.15 соответственно. Проанализировано несколько возможных ситуаций с различной индивидуальной плодовитостью (от 4 до 6) и экстенсивностью инвазии 2, 4, 6, 8 и 10 %.

Все необходимые расчеты были выполнены на компьютере, с помощью оригинальных программ, написанных на языках BorlandPascal 7.01 и MatLab 4.0.

Если основываться на простых алгебраических расчетах, то при заданных показателях выживаемости и плодовитости, равной 4, модельная популяция должна находиться в равновесном состоянии. Это следует из соотношения, которое должно на первый взгляд выполняться для популяции, находящейся в состоянии равновесия:

$$(1 - \mathcal{E}I) \times (Q_1 + Q_2 \times K \times P_{\text{самок}}) = 1, \quad (1)$$

$P_{\text{самок}}$ — доля самок в популяции хозяина, K — количество потомков, рожденных одной самкой, Q_1 — вероятность выживания родителей за одну генерацию, Q_2 — вероятность выживания потомков за одну генерацию, $\mathcal{E}I$ — экстенсивность инвазии.

Однако анализ графиков функции вероятности снижения численности популяции показывает, что это предположение не соответствует действительности.

На рис. 2 показаны графики вероятности снижения численности популяции при плодовитости, равной 4 и 5, для 1, 10, 50 и 100 генераций. Можно видеть, что при плодовитости, равной 4 (рис. 2, А) и $T = 1$, вероятность снижения численности популяции близка к 0.5, что на первый взгляд подтверждает справедливость соотношения (1). Однако по мере увеличения количества генераций вероятность снижения численности популяции быстро увеличивается. Таким образом, состояние популяции при плодовитости, равной 4, неустойчиво и может быть определено как «псевдостационарное». Напротив, при плодовитости, равной 5, вероятность снижения числен-

² Под стационарным мы понимаем такое состояние популяции, при котором наиболее вероятным событием является переход популяции в состояние с той же численностью, что и исходная. В этом случае численность популяции колеблется около некого среднестатистического уровня, а вероятности увеличения и снижения численности популяции через одну генерацию одинаковы.

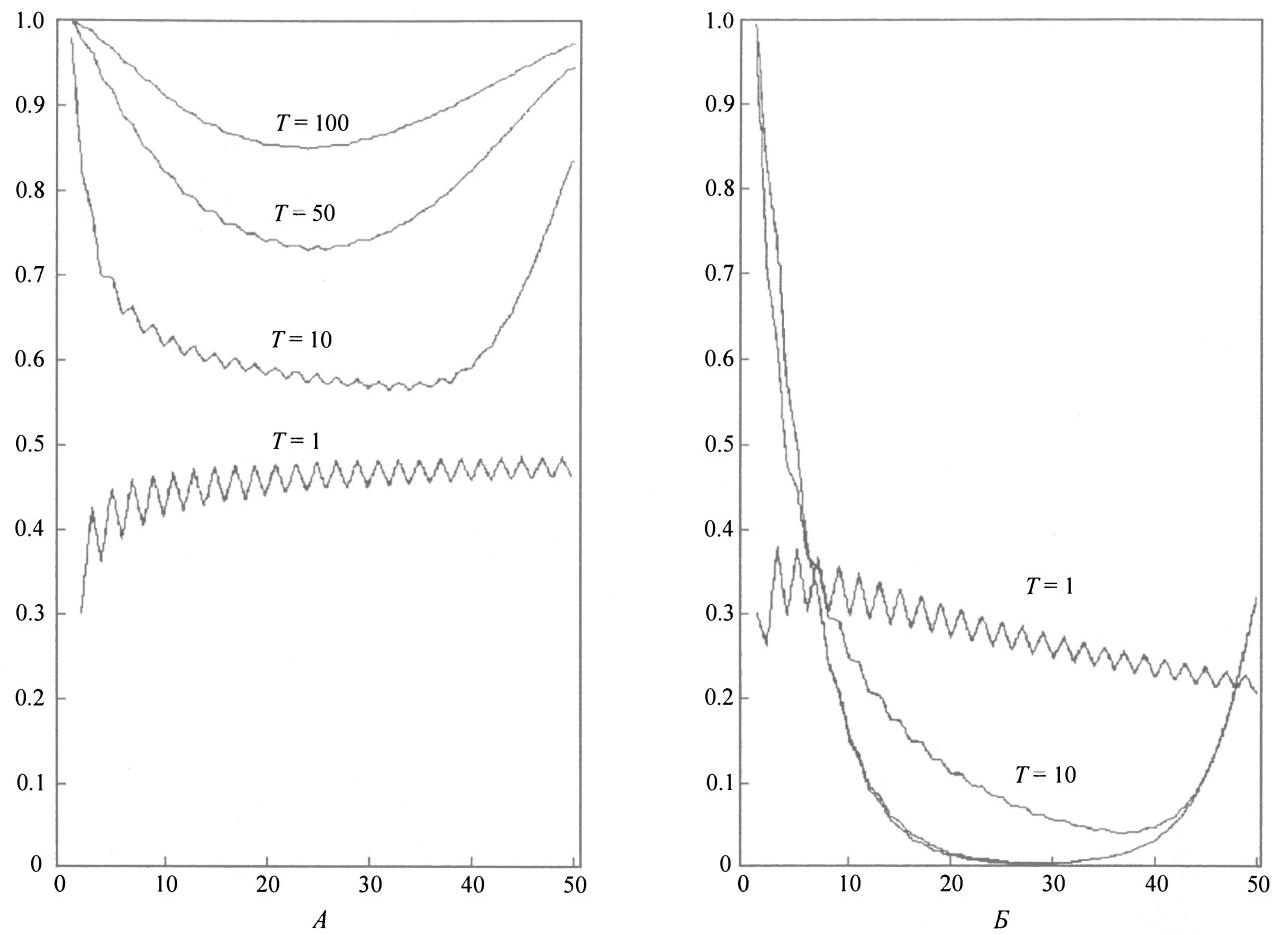


Рис. 2. Графики вероятности снижения численности незараженной популяции при плодовитости $K = 4$ (A) и $K = 5$ (Б) через различное количество генераций.

По оси абсцисс — исходная численность популяции, по оси ординат — вероятность снижения численности популяции через T генераций.

Fig. 2. The plots of the probability of size decrease of uninfected population through 1, 10, 50, 100 generations at the fecundity $K = 4$ (A) and $K = 5$ (Б).

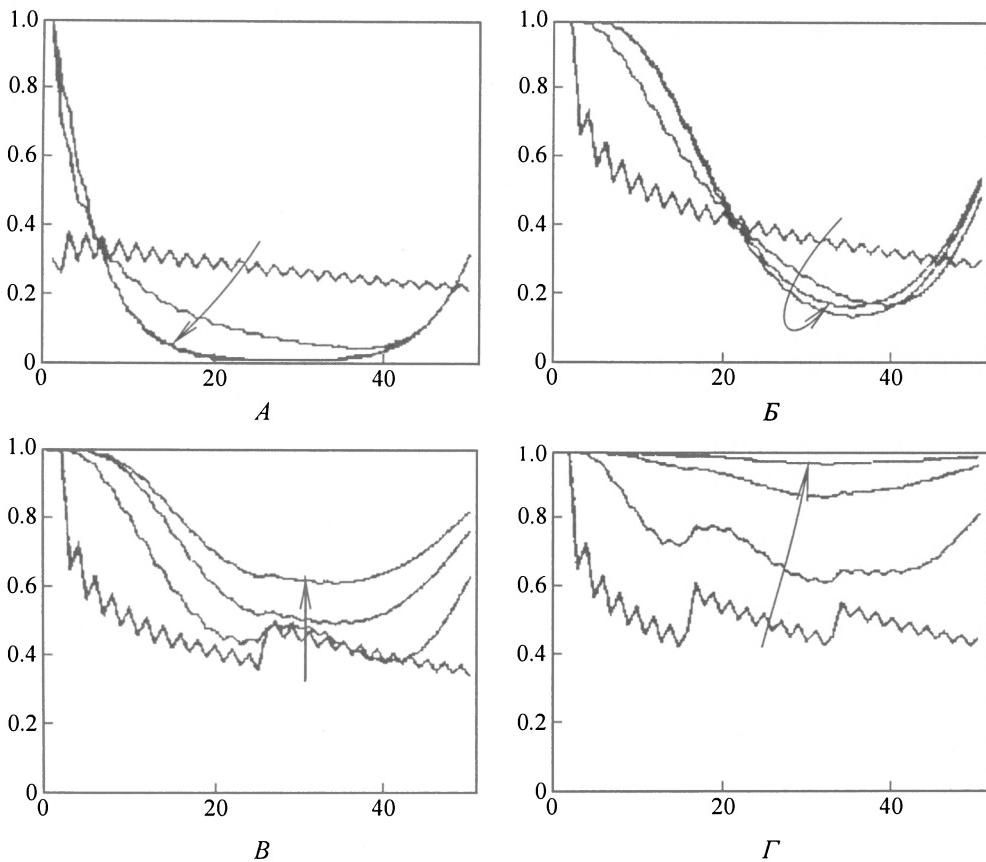


Рис. 3. Графики вероятности снижения численности популяции через 1, 10, 50 и 100 генераций при экстенсивности инвазии от нуля до 6 % и плодовитости, равной 5.

А — экстенсивность инвазии 0 %; *Б* — экстенсивность инвазии 2 %; *В* — экстенсивность инвазии 4 %; *Г* — экстенсивность инвазии 6 %. По оси абсцисс — исходная численность популяции; по оси ординат — вероятность снижения численности популяции через 1, 10, 50, 100 генераций. Стрелки показывают направление смещения графиков вероятности снижения численности популяции.

Fig. 3. The plots of the probability of population size decrease through 1, 10, 50, 100 generations at the prevalence of infection from 0 % to 6 % and the fecundity $K = 5$.

ности популяции со временем уменьшается (рис. 2, *Б*). Заметим, что для модельной популяции нам удалось выявить только два возможных состояния: с постепенным снижением и с постепенным увеличением численности популяции. Стационарное состояние как таковое отсутствует. Это, очевидно, связано с малочисленностью модельной популяции. Для популяций с большей возможной численностью стационарное состояние должно, по-видимому, существовать.

Рассмотрим теперь поведение функции вероятности снижения численности популяции в зараженной популяции.

На рис. 3 и 4 показаны графики вероятности снижения численности модельной популяции при индивидуальной плодовитости, равной 5 и 6, экстенсивности инвазии, меняющейся в диапазоне от 2 % до 10 %, для различных промежутков времени ($T = 1, 10, 50, 100$ генераций).

Можно видеть, что при плодовитости, равной 5, продолжительное существование модельной популяции возможно только при экстенсивности инвазии, не превышающей 2 %. При большей зараженности вероятность снижения численности популяции быстро увеличивается. При плодовитости, равной 6, продолжительное существование

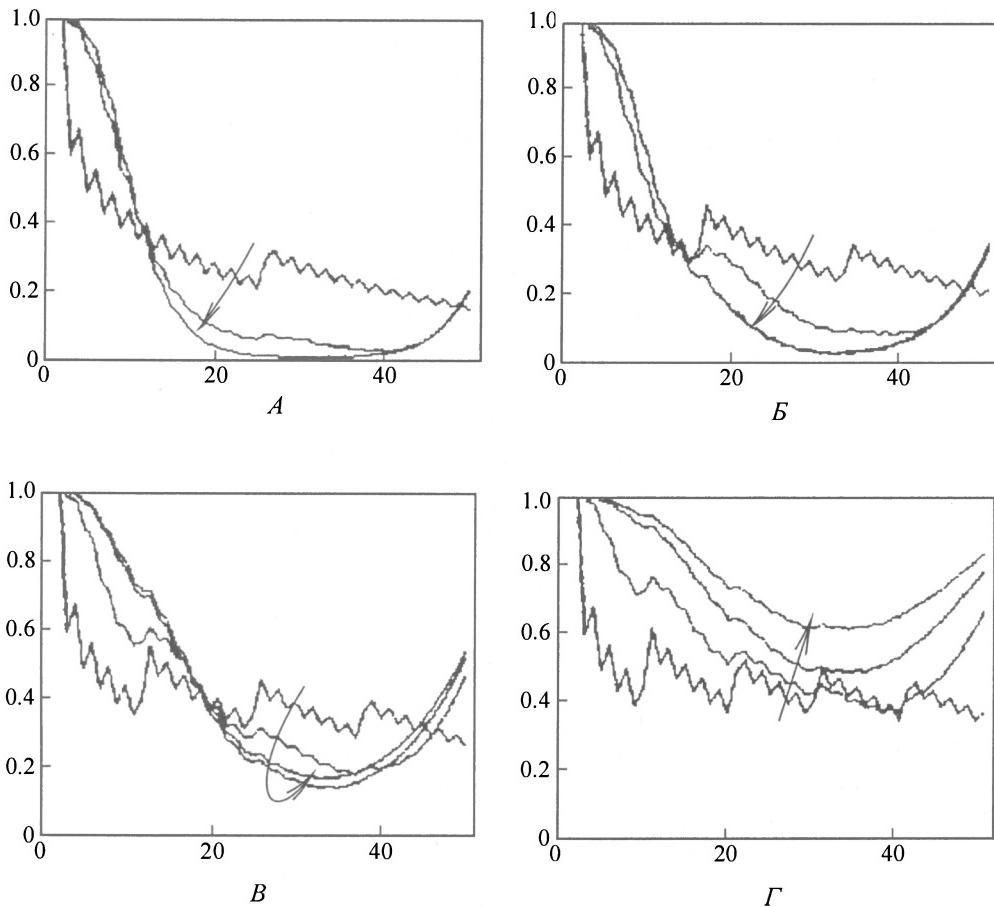


Рис. 4. Графики вероятности снижения численности популяции через 1, 10, 50 и 100 генераций при экстенсивности инвазии от 4 % до 10 % и плодовитости, равной 6.

A — экстенсивность инвазии 4 %, *Б* — экстенсивность инвазии 6 %, *В* — экстенсивность инвазии 8 %, *Г* — экстенсивность инвазии 10 %. По оси абсцисс — исходная численность популяции, по оси ординат — вероятность снижения численности популяции через различное количество генераций. Стрелки показывают направление смещения графиков вероятности снижения численности популяции.

Fig. 4. The plots of the probability of population size decrease through 1, 10, 50 100 generations at the prevalence of infection from 4 % to 10 % and the fecundity $K = 6$.

модельной популяции возможно при экстенсивности инвазии, не превышающей 6 %. При меньшей зараженности вероятность увеличения численности популяции возрастает, при экстенсивности инвазии 8 % — медленно снижается, при более высокой зараженности популяция вымирает. Существенно, что при зараженности меньше критической кривые вероятности снижения численности популяции уже через 100 генераций стабилизируются при величинах, заметно меньших 0.5. При зараженности, близкой к критической, наблюдается своеобразная реверсия: в промежутке от 1 до 50 генераций вероятности вымирания уменьшаются, затем снова начинается их увеличение. При зараженности выше критической вероятности вымирания стремятся к единице. Таким образом, можно ограничиться вычислением вероятностей перехода только для сравнительно небольших временных промежутков: от нескольких десятков до нескольких сот генераций.

Таким образом, длительное существование популяции при плодовитости, равной 5, возможно при величине экстенсивности инвазии, не превышающей 6 %. Эти крити-

ческие значения экстенсивности инвазии соответствуют паразитарной емкости данной популяции хозяина и могут быть использованы в качестве эталона при определении степени паразитарной нагрузки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Нетрудно видеть, что предложенный показатель соответствует требованиям, предъявляемым к характеристикам степени паразитарной нагрузки. Во-первых, он не зависит от точки зрения конкретного исследователя. Во-вторых, имеет вполне определенный биологический смысл — это предельная величина зараженности, «безопасная» для популяции хозяина. В-третьих, при его вычислении использованы общепринятые (и, как правило, легко определяемые) популяционные показатели: численность популяции, соотношение полов, вероятности выживания родителей и потомков (Q_1, Q_2). Кроме того, предполагается наличие демографической структуры популяции, которая задается через коэффициенты Q_1 и Q_2 . Наконец, при наличии современной вычислительной техники выполнение расчетов не составляет большого труда.

Следует отметить, однако, и некоторые недостатки, свойственные предложенному показателю. Во-первых, предполагается, что экстенсивность инвазии, вероятность выживания родителей и потомков, плодовитость и соотношение полов не меняются со временем. На практике возможны ситуации, когда изменчивостью этих показателей нельзя пренебречь. Во-вторых, не очень четкий смысл имеет понятие «потолок численности популяции». Достаточно обширную полемику по этому вопросу можно найти в коллективной монографии под редакцией Сулея (см.: Бейкер и др., 1989). В-третьих, существуют объективные ограничения, которые не позволяют в настоящее время использовать разработанный математический аппарат при работе с популяциями, численность которых существенно превышает 1000 особей. К их числу относятся огромное количество вычислительных операций — порядка $N_{\max}^4 \times (T - 1)$ — и необходимость работы с большим количеством очень низких вероятностей, что приводит к перегрузке памяти компьютера при выполнении операций с плавающей точкой.

По этим причинам дальнейшие усилия должны быть сосредоточены, с одной стороны, на более глубокой проработке теоретических вопросов, а с другой — на создании математического аппарата, позволяющего оценивать паразитарную емкость популяций большой численности. Последнее, вероятно, может быть достигнуто на основе уравнений Колмогорова—Феллера теории случайных процессов (Гнеденко, 1965; стр. 308—325), как это обычно делается при оценке вероятности вымирания популяции. Возникающую при этом проблему оценки удельных скоростей роста численности популяции и их дисперсий, возможно, удается решить на основе метода, использованного нами при вычислении вероятности перехода популяции в состояние с заданной численностью. Иными словами, удельная скорость роста популяции и ее дисперсия могут быть рассчитаны по отношению к конкретной исходной численности и наиболее вероятной окончательной численности популяции, определяемой с использованием аппроксимации биномиальным распределением.

Остановимся на некоторых перспективах использования предложенного нами подхода при изучении паразитарных систем.

Существующие методы изучения динамики и прогнозирования поведения паразитарных систем во многом несовершенны, так как основаны либо на элементарных алгебраических вычислениях, либо на анализе общих тенденций (трендов). Обычно определяется некая цифра или зависимость, характеризующая наиболее вероятное состояние системы и соответствующий ей доверительный интервал. В качестве примера такого подхода можно назвать исследования Андерсона и Мэя по изучению роли паразитов в регуляции динамики численности хозяина (Anderson, May, 1978; May, Anderson, 1978).

Недостатки подобного подхода очевидны. Поведение биологических систем зависит и от условий окружающей среды, и от большого количества «внутренних» параметров. Поэтому биологические системы являются по своей сути вероятностными,

а их поведение зачастую противоречит выводам, сделанным на основании «классических» методов. Наряду с этим попытка охарактеризовать систему отдельной цифрой или даже какой-то зависимостью приводит к потере существенной части информации. Поэтому при работе на популяционном уровне следует использовать наборы возможных состояний системы с соответствующими им вероятностями. Обобщающие характеристики (когда они необходимы) должны создаваться на основе принципов, которые используются при построении обобщающих характеристик случайных процессов (Вентцель, Овчаров, 2000).

Предложенный нами метод оценки паразитарной емкости во многом несовершенен и нуждается в дальнейшем развитии. Однако уже сейчас можно наметить некоторые перспективы использования заложенных в нем принципов при изучении паразитарных и других популяционных систем. От матриц вероятности, характеризующих всевозможные изменения состояний отдельной популяции, можно перейти к характеристике вероятностей изменения системы популяций как единого целого. Одновременно, если матрица вероятностей для конкретной популяции строится на основе таких показателей, как численность, плодовитость, выживаемость, экстенсивность инвазии и т. п., появляется возможность перехода на качественно новый уровень изучения влияния отдельных, частных, свойств популяции на всю систему в целом. Подобный подход может быть полезен как в эпидемиологии, так и в природоохранной деятельности.

Автор выражает глубокую благодарность А. А. Добровольскому за полезные комментарии и помочь в подготовке рукописи.

Список литературы

- Гнеденко Б. В. Курс теории вероятностей. М.: Наука, 1965. 400 с.
Бейкер Р., Бэрроуклаф Дж. Ф., Беловски Г. Е. и др. Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.
Венцель Е. С., Овчаров Л. А. Теория случайных процессов и ее инженерные приложения. М.: Высшая школа, 2000. 383 с.
Anderson R. M., May R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes // J. Anim. Ecol. 1978. Vol. 47. P. 219—247.
May R. M., Anderson R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes // J. Anim. Ecol. 1978. Vol. 47. P. 249—267.
Feller W. Die Grundlagen der Volterrascchen Theorie des Kampfes ums Dasein in wahrscheinlichkeitstheoretischer Behandlung // Acta Biotheoretica. 1939. Vol. 5. S. 11—40.
Goodman D. Considerations of stochastic demography in the design and management of biological reserves // Nat. Res. Model. 1987. Vol. 1. P. 205—234.
Leigh E. G. The average lifetime of a population in a varying environment // J. Theor. Biol. 1981. Vol. 90. P. 213—239.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 9 IV 2001

THE PARASITE CAPACITY OF THE HOST POPULATION

E. V. Kozminsky

Key words: parasitic pressure, parasite capacity, populations, changes of host population size.

SUMMARY

The estimation of parasitic pressure on the host populations is frequently required in parasitological investigations. The empirical values of prevalence of infection are used for this, however the latter one as an estimation of parasitic pressure on the host population is insufficient. For example, the same prevalence of infection can be insignificant for the population with high reproductive potential and

excessive for the population with the low reproductive potential. Therefore the development of methods of an estimation of the parasitic pressure on the population, which take into account the features the host population, is necessary. Appropriate parameters are to be independent on view of the researcher, have a clear biological sense and be based on easily available characteristics.

The methods of estimation of parasitic pressure on the host at the organism level are based on various individual viability parameters: longevity, resistance to difficult environment etc. The natural development of this approach for population level is the analysis of viability parameters of groups, namely, the changing of extinction probability of host population under the influence of parasites.

Obviously, some critical values of prevalence of infection should exist; above them the host population dies out. Therefore the heaviest prevalence of infection, at which the probability of host population size decreases during the some period is less than probability of that increases or preserves, can serve as an indicator of permissible parasitic pressure on the host population. For its designation the term «parasite capacity of the host population» is proposed. The real parasitic pressure on the host population should be estimated on the comparison with its parasite capacity.

Parasite capacity of the host population is the heaviest possible prevalence of infection, at which, with the generation number T approaching infinity, there exists at least one initial population size $n_i(0)$ for which the probability of size decrease through T generations is less than the probability of its increase.

$$P[n_j(T) < n_i(0) | n_i(0)] < 0.5 \\ (i \text{ — from } 1 \text{ to } N_{\max}; N_{\max} \text{ — maximum population size}).$$

The estimation of the probabilities of host population size changes is necessary for the parasite capacity determination. The classical methods for the estimation of extinction probability of population are unsuitable in this case, as these methods require the knowledge of population growth rates and their variances for all possible population sizes. Thus, the development methods of estimate of extinction probability of population, based on the using of available parameters (sex ratio, fecundity, mortality, prevalence of infection PI) is necessary.

The population size change can be considered as the Markov process. The probabilities of all changes of population size for a generation in this case are described by a matrix of transition probabilities of Markov process (π) with dimensions $N_{\max} \times N_{\max}$ (maximum population size). The probabilities of all possible size changes for T generations can be calculated as π^T . Analyzing the behaviour matrix of transition at various prevalence of infection, it is possible to determine the parasite capacity of the host population. In constructing of the matrix of transition probabilities, should to be taken into account the features the host population and the influence of parasites on its reproductive potential.

The set of the possible population size at a generation corresponds to each initial population size. The transition probabilities for the possible population sizes at a generation can be approximated to the binomial distribution.

The possible population sizes at a generation $n_j(t+1)$ can be calculated as sums of the number of survived parents N_1 and posterities N_2 ; their probabilities — as $P(N_1) \times P(N_2)$. The probabilities of equal sums $N_1 + N_2$ and $n_j(t+1) \geq N_{\max}$ are added.

The number of survived parents N_1 may range from 0 to $(1 - PI) \times n_i(t)$. The survival probabilities can be estimated for each N_1 as

$$P(N_1) = {}^N_1 C_{(1 - PI) \cdot n_i(t)} \cdot Q_1^{N_1} \cdot (1 - Q_1)^{(1 - PI) \cdot n_i(t) - N_1}.$$

The number of survived posterities N_2 may range from 0 to $N_{2\max}$ (the maximum number of posterities). $N_{2\max}$ is

$$N_{2\max} = K \cdot (1 - PI) \cdot P_{\text{females}} \cdot n_i(t)$$

and the survival probabilities for each N_2 is defined as

$$P(N_2) = {}^N_2 C_{N_{2\max}} \cdot Q_2^{N_2} \cdot (1 - Q_2)^{N_{2\max} - N_2},$$

where ${}^m C_n = \frac{n!}{m! (n-m)!}$, $n_i(t)$ is the initial population size (including of males and infected specimens of host), PI is the prevalence of infection, Q_1 is the survival probabilities of parents, P_{females} is the frequency of females in the host population, K is the number of posterities per a female, and Q_2 is the survival probabilities of posterities.

When constructing matrix of transition probabilities of Markov process (π), the procedure outlined above should be repeated for all possible initial population size. Matrix of transition probabilities for T generations is defined as π^T . This matrix (π^T) embodies all possible transition

probabilities from the initial population sizes to the final population sizes and contains a wealth of information by itself. From the practical point of view, however, the plots of the probability of population size decrease are more suitable for analysis. They can be received by summing the probabilities within of lines of matrix from 0 to $n_i - 1$ (n_i — the population size, which corresponds to the line of the matrix).

Offered parameter has the number of advantages. Firstly, it is independent on a view of researcher. Secondly, it has a clear biological sense — this is a limit of prevalence, which is safe for host population. Thirdly, only available parameters are used in the calculation of parasite capacity: population size, sex ratio, fecundity, mortality. Lastly, with the availability of modern computers calculations do not make large labour.

Drawbacks of this parameter: 1. The assumption that prevalence of infection, mortality, fecundity and sex ratio are constant in time (the situations are possible when the variability of this parameters can not be neglected); 2. The term «maximum population size» has no clear biological sense; 3. Objective restrictions exist for applications of this mathematical approach for populations with size, which exceeds 1000 specimens (huge quantity of computing operations — order $N_{\max}^{\wedge} 3*(T - 1)$, work with very low probabilities).

The further evolution of the proposed approach will allow to transfer from the probabilities of size changes of individual populations to the probabilities of size changes of population systems under the influence of parasites. This approach can be used at the epidemiology and in the conservation biology.
